昆虫学报 Acta Entomologica Sinica，October 2002，45（5）：666－672 ISSN 0454-6296

综述 Review Articles

白蚁信息素研究进展

邓晓军，张珈敏，胡建芳，杨 娟，胡远扬*
（武汉大学生命科学学院生物技术系，武汉 430072）

摘要：采用信息素防治白蚁这种世界性害虫是当前白蚁研究的一大热点。本文从化学和生物两个方面总结了几十年来国内外白蚁信息素及其类似物研究进展。讨论了影响信息素活性的几个因素。并根据最新的研究情况，对今后的信息素及其类似物的理论研究和应用情况进行了展望。

关键词：白蚁；信息素；信息素类似物；研究进展
中图分类号：Q965 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2002）05-0666-07

Research progress on termite pheromones and their analogues

DENG Xiao-Jun，ZHANG Jia-Min，HU Jian-Fang，YANG Juan，HU Yuan-Yang*（Department of Biotechnology，College of Life Science，Wuhan University，Wuhan 430072，China）

Abstract: Pheromones are an efficient tool in the prevention and treatment of termite infestations and have consequently been the focus of a considerable amount of research. In this paper we provide a brief description of termite pheromones and their analogues and summarize recent progress in research on these substances from both a chemical and biological perspective. Four key factors（the structure of pheromone molecules，the environment，experimental methods and pheromone concentration）affecting the activity of termite pheromones are discussed. Finally，we consider the recent developments in the literature to speculate on future directions for termite pheromone research.

Key words: termite; pheromones; pheromone analogues; research progress

白蚁信息素指由白蚁个体分泌到体外，在白蚁种群内的个体之间相互联系和传递信息的化学物质。白蚁种群需要借助信息素进行防卫、筑巢、觅食以及个体识别等活动。而信息素类似物是指从白蚁以外的来源获取并同白蚁信息素具有相似活性的化学物质。本文为简便起见，统称白蚁信息素。早在1961年，Suart 就首先报道了内华达古白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 和美象白蚁 *Nasutitermes corniger* 的追踪行为（Suart，1961）。1968 年，Matsumura 等（1968）从美洲南方散白蚁 *Rcticutermes virginicus* 和腐木菌 *Lenzites trabea* 腐烂的木材中同时分离鉴定到白蚁踪迹信息素，并首次在实验室进行了化学合成。在过去的几十年中，有关这些信息物的结构、功能和生化机理的研究已取得重大进展。在已发现的白蚁信息素中，从功能上划分，主要包括性信息素（sex pheromone）和踪迹信息素（trail pheromone）。由于信息素防治害虫具有高效、无毒、无污染、不伤益虫等优点，因此对于白蚁这种危害性很大的害虫，采用信息素进行防治具有很大的应用前景。本文就最近国内外有关白蚁信息素研究进展作一概述。

1 信息素的化学研究

1.1 白蚁信息素的化学组成和结构

白蚁间的信息交换是通过信息化学物质（semiochemicals）来实现的，这些化学物质一般含有双键和羟基。由于这些活性物质是微量的，分离和鉴定比较困难。在一定程度上阻碍了白蚁信息素的研究。但在采用了毛细管气相色谱（GC）、气相色谱－质谱联用（GC-MS）、高压液相色谱（HPLC）以及最近刚采用的固相微萃取（SPME）等现代分

第一作者简介：邓晓军，1977年9月生，湖北宜昌人，硕士，现从事白蚁信息素防治体系的研究

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：wueml@whu.edu.cn

收稿日期 Received：2001-02-28；接受日期 Accepted：2001-07-01

析和分离技术后，对白蚁信息素的组成和结构分析取得了重大进展。

1.1.1 白蚁信息素的组成：根据信息素中所含的活性组分数，白蚁信息素系统按组成可以分为两类：单活性组分系统和多活性组分系统。单组分系统的确定过程是在对同种白蚁的信息素提纯后，经过活性测试鉴定得出。Peppy 等（2001）发现一种法国土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei* 的信息素分泌物中仅含一种活性物质，同时具有定向（orientation）和招集（recruitment）作用。而多组分系统一般是在对不同种白蚁对某一信息素或同种白蚁对不同信息素的选择性反应而得出。Kaib 等（1982）在研究几种非洲白蚁对各自信息素的不同反应时发现：信息素的活性检测表明几种白蚁的反应最低浓度基本相同，而进行选择性试验时这几种白蚁具有选择差异。故这几种白蚁信息素可能是由一种基本相同物质和几种表示差异物质组成。Affolter 和 Leuthold（2000）对半明大白蚁 *Macrotermes subhyalinus* 的研究中发现该种白蚁能够在觅食与探路的信息素间作出明显区分；而且，对同一测试白蚁，其觅食所释放踪迹信息素的选择活性明显强于探路时的，这表明该种白蚁的信息素内包含定性和定量组分。

1.1.2 白蚁信息素的化学结构：已确定结构的信息素中，对白蚁踪迹信息素的研究较多。至今为止，主要包括两种物质：在鼻白蚁科（Rhinotermitidae）一些种群中发现的（顺，顺，反）-3，6，8-十二碳三烯-1-醇（DTE—OH）（Honda *et al*.，1975；Yamaoka *et al*.，1987；Tokoro *et al*.，1989）和在象白蚁科（Nasutitermitidae）中不同种群内发现的希伯来烯（Neocembrene-A，一种二萜烯类）（Moore，1966；Birch *et al*.，1972；Mcdowell and Olloo，1984）。除此之外还有己酸（Karlson *et al*.，1968）、（顺）-3-十二碳烯-1-醇（Peppy *et al*.，2001）。踪迹信息素类似物包括：（顺，顺）-3，6-十二碳二烯-1-醇（DDE—OH）（Tai *et al*.，1971）、（顺）-4-苯基-3-丁烯-1-醇（PBO）（Prestwich *et al*.，1984）、2-苯氧乙醇（Chen *et al*.，1998）、α-和 β-甜没药烯（bisabolene）、（顺）-3-己烯醇等（黄远达等，2001）。这些化学物质具有很高的生物活性，在浓度为 0.1 ~ 1 pg/cm 的水平就能产生追踪反应。相对而言，有关白蚁性信息素的报道较少，只有 5 例。其中，Cliément 等（1989）发现北美散白蚁 *R*. *flavips* 的性信息素的主要成分为十四碳基丙烯酸酯，活性浓度为 1 mg/只。Borderau 等（1991）发现一种大白蚁亚科的 *Pseudacanthotermes spiniger* 的性信息素主要组分为 DTE—OH。Laduguie 等（1994）在桑特散白蚁 *R*. *santonensis* 的提取物中发现 DTE—OH 同时作为性信息素和踪迹信息素的活性组分，只是活性浓度不同。Macdowell 和 Olloo（1984）在一种草象白蚁 *Trinervitermes bettonianus* 的成虫中发现信息物质，鉴定为 Neocembrene-A。Wobst 等（1999）在两种法国散白蚁：格拉塞暗黑散白蚁 *R*. *lucifugus grassei* 和桑特散白蚁 *R*. *santonensis* 中发现 DTE—OH 既作为踪迹信息素也作为性信息素。

1.2 白蚁信息素的合成研究

由于白蚁信息素是微量组分，仅仅依靠由白蚁体内或其它来源提取无法满足大规模的应用研究的要求。同时，相对于提取物而言，由于化学合成的产物的纯度很高，化学结构纯度可达 98%（Carvalho and Pestwich，1984），可以作为今后信息素研究的标准物。这就要求我们在已知其结构的基础上进行化学合成。在已鉴定的白蚁信息素中，研究较多的是 DTE—OH 及其衍生物 DDE—OH、PBO 等。它们一般含有双键和羟基结构，所采用的合成方法一般为：炔化物路线、Witting 缩合反应、Grignard 偶联反应等。这些方法一般用于实验室的化学合成，总体上产率不高。由于空间结构上这些活性物质多具有异构体，因此当前对合成研究的重点在于通过高效催化剂和反应过程的研究，在保证产率的同时，提高产物的空间结构纯度，发展高选择性的定向合成方法。Hutzinger 和 Oehlschlager（1995）在研究 DDE—OH 基本结构（顺，顺）-1，4-二烯的立体选择性合成时，发展了一种新的钯催化合成 1，4-二烯的反应，产率可达 73%。Vasil'ev 等（1998）在研究 DDE—OH 的合成前体：2，4-二烯-6-炔酸酯的合成中，采用硒作为催化剂，以炔化物为最初合成物，得到该前体的产率可达 51% ~ 52%。

1.3 信息素在白蚁体内的化学存在形式

Tokoro 等在研究台湾乳白蚁 *Coptotermes formsanus* 的踪迹信息素时发现，该种白蚁的提取物在水解后的活性是水解前的 20 倍左右，并且水解物质的活性与踪迹信息素 DTE-OH 一致。由于该踪迹信息素是由水解后得到，因此 Tokoro（1992）推断白蚁踪迹信息素在该白蚁体内是以酯的形式存在的。同样，Tokoro 等（1992）在乳白蚁 *C*. *formsanus* 体内鉴定其踪迹信息素前体分别为十二碳三烯硬脂酸、十二碳三烯油酸、十二碳三烯亚油酸酯。To-

koro 等在栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus* 提取物的研究中发现其水解前后的活性差异有 20 倍左右，且水解产物结构和该种白蚁踪迹信息素DTE—OH一致。因此，信息素在体内也是以酯的形式存在（Tokoro *et al*.，1990）。Wobst 等（1999）发现格拉塞暗黑散白蚁 *R*. *lucifugus grassei* 的工蚁提取物在 KOH 水解后活性有很大提高，因此它的踪迹信息素 DTE—OH 在腹腺分泌物中是和其它组分结合存在。但白蚁信息素前体如何在分泌过程中转变为信息素即它的生物合成机理，现在还不清楚。以上的白蚁信息素含有一活性羟基，水解前体一般为酯类物质，而对于其它类型的信息素的存在方式还未见相关报道。

2 信息素的生物学研究

2.1 白蚁信息素的分泌器官

就踪迹信息素而言，与一般蚂蚁能使用不同的腺体作为信息素的分泌器官不同，白蚁信息素的分泌器官通常只有胸腺（Wilson，1974；Olloo and Leuthold，1980）。在 1977 年，Quennedey 就在白蚁胸腺中发现有很多种不同形体细胞，因此其分泌物可能含不同组分。这对后来研究在白蚁成虫、若虫、兵蚁、工蚁中腺体细胞的数量和形态变化有很大帮助，也有助于解释不同等级（caste-specific）白蚁的反应差异（Quennedey，1978）。杜桐源等（1982）在研究黑翅土白蚁 *Odontotermes formonus* 时发现其分泌跟踪物质的腹板腺位于腹部第 5 节腹板前沿中部，分泌细胞呈长形，与腹板呈垂直方向排列。而其他种类的信息素的分泌器官不尽相同。Kaib 和 Ziesmnn（1992）在对一种油梨长鼻白蚁 *Schedorhinterms lamanianus* 研究时发现该种白蚁的唇腺细胞大小和形态呈等级差异，工蚁通过唇腺释放化学信号进行信息交换；觅食时，该唇腺分泌物有聚集作用。

2.2 生物活性检测方法

迄今为止，用于白蚁生物活性的检测方法主要用于测试踪迹信息素和性信息素。用于踪迹信息素的测试方法可分为两类：以信息素溶剂作为对照的一般活性浓度测试和采用不同信息素作为对照的选择活性测试。前者包括滤纸双圈法（罗均泽等，1988）、开放域（open-field）法（Howard *et al*.，1976）、8 形（figure-8）法、Y 形（figure-Y）法（Olloo and Leuthold，1979）等，后者包括有 Y 形试验（Olloo and Leuthold，1979）、V 形试验（Leuthold *et al*.，1976）等。其中 Y 形法由于对活性测试有一系列比较明确的规定，在最近的文献中采用较多（Peppy *et al*.，2001；Wobst *et al*.，1999）。相对而言，性信息素的活性测定方法较少，而且没有系统的规定，主要测试性信息素的引诱活性（Hall and Traniello，1985；Laduguie *et al*.，1994）。

2.3 信息素种间差异的表达

Howard 等（1976）发现四种同属鼻白蚁（Rhinotermitidae）的白蚁虽然对其它种白蚁的踪迹信息素也有反应，但更倾向于本种的。其后有关白蚁这种选择性行为有很多报道。信息素的种间差异（species-specificity）有两种表达方式，对于单组分系统系统而言，主要通过活性组分的结构不同或者是信息素的分泌量不同来表达。Grace 等（1995）在对两种同属鼻白蚁的种群研究中发现它们的腹腺提取物中仅一种活性组分，种间差异是通过分泌量不同来表达。对于多活性组分系统，有关其种间差异的表达有以下一些方式。

（1）主要组分相似或相同，通过次要组分表达。以 DTE—OH 为例，这种不饱和烯醇对从低等的散白蚁科到高等的大白蚁科的许多种属都有跟踪活性，其中许多踪迹信息素是以 DTE—OH 为主要组分。Tokoro 等从台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 分离的信息素中发现和主要组分 DTE—OH 为同分异构体，只是 3 位的双键为反式。而且，该次要组分只在台湾乳白蚁的工蚁中可以检测到，而在栖北散白蚁 *Reticulitermes speratusque* 却没有发现。因此该次要组分可能为台湾乳白蚁种间差异的表达方式（Tokoro *et al*.，1994）。

（2）以一非种间特异性的基本物质和其他一种或几种挥发性组分。Moore 等（1966）在对象白蚁属 *Nasuititermes* 几个种类的提取物进行跟踪试验及 Kaib 等（1982）对几种不同亚科的非洲白蚁的跟踪实验表明，白蚁的踪迹信息素除一基本组分外还存在其它挥发性的成分，但无法鉴定。对于性信息素而言，由于已鉴定的种类较少，因此其种间特异性的表达可能不是通过性信息素的不同而是成虫分飞时间的选择不同（Laduguie *et al*.，1994）。

3 影响白蚁信息素活性的因素

3.1 信息素的结构－活性关系

白蚁信息素的化学结构对信息素的活性的具有

重要影响，双键的位置、功能团、空间构型等都会影响到信息素的活性。早在1971年Tai等研究美小黑散白蚁 *Reticulitermes virginicus* 踪迹信息素DTE—OH及合成的类似物时，发现3位碳和6位碳双键的顺式结构是影响跟踪活性的重要因素，8位碳双键的反式结构会降低活性，而且信息素分子的空间构型与U型的符合程度对活性也有影响（Tai *et al.*，1971）。Prestwich等（1984）研究了PBO及其衍生物对乳白蚁属 *Coptermes*、原白蚁属 *Prorhinoterms*、散白蚁属 *Reticulitermes* 和长鼻白蚁属 *Schedorhinoterme* 几种白蚁的影响；发现电子供体或受体基团都会降低活性，正位的取代对活性有重要影响；并讨论了结构和活性的关系，预测了白蚁受体蛋白的结构。Golovanov和Sdbolev（1991）建立了一套有关分子结构和生物活性的关系，以白蚁信息素为例进行验证，发现实测值和预测值基本相符。Hall和Traniello（1985）对美脉象白蚁 *Nasuitermes costalis* 的信息素Neocembrene-A活性进行研究，发现该种白蚁对手性和消旋的Neocembrene-A以及胸腺提取物的定性和定量的反应均不同。

3.2 环境对信息素活性的影响

白蚁对信息素可以根据环境的变化改变信息素的组成，以满足不同的要求。Stuart（1963）在研究内华达古白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 时，首次发现改种白蚁能够通过改变腹部的压力调控信息素的分泌量。Runcie（1987）对北美散白蚁 *Reticultitermes flavipes* 的研究发现15只觅食的白蚁所释放的信息素可以持续24 h，而由50只随意放置的白蚁所释放的信息素仅能持续5 min；并且在3种不同环境下，白蚁所分泌的信息素的强度和挥发性均不相同。Ollo等（1984）发现肯坦散白蚁 *Macrotermes michaelsenimi* 信息素踪迹在开放环境下2~3个小时丧失活性，指向食物的踪迹的活性比空试管的大30~40倍。

3.3 浓度对活性的影响

白蚁对信息素的反应浓度一般存在阈值，浓度高于或低于阈值都可能造成活性反应的降低。Birch等（1972）研究澳桉象白蚁 *N. extiosus* 的踪迹信息素Neocembrene-A时发现它的活性浓度阈值为 $10^{-5} \sim 10^{-8}$ g·mL^{-1}（10 ng·μL^{-1} ~ 10 pg·μL^{-1}）。Laduguie等（1994）发现DTE-OH在桑特散白蚁 *R. santonensis* 的工蚁体内为踪迹信息素但是浓度扩大20倍后在雌性成虫体内为性信息素。Hall和Traniello（1985）发现当信息素浓度在 $10^{-1} \sim 10^{-6}$ mg·mL^{-1} 之外时，对美脉象白蚁 *N. costalis* 就不具有跟踪活性。

3.4 实验方法的影响

活性浓度一般是根据某些已确定的实验方法的得来。但由于这些方法所考虑的因素不尽相同，对同一情况的反应会有差异。Mcdowell和Olloo（1984）发现对一种草象白蚁 *Trinervitermes bettonianus* 采用8形法测定的最小活性浓度为0.5 ng/cm，而采用Y形法测得的最低活性浓度为1 pg/cm。

4 我国白蚁信息素的研究进展与展望

4.1 我国白蚁信息素研究进展

我国白蚁信息素的研究可查的文献最早是由仲崇茂等（1979）发表的有关白蚁踪迹信息素PBO的合成和生物测定。20多年来有关白蚁信息素的研究和应用取得一定进展，其中绝大部分是有关白蚁信息素及其类似物的粗提物的活性研究以及应用情况。早期的有关报道有：韩美贞等（1980）报道了家白蚁 *Coptotermes formosanus* 有翅成虫和云芝菌、密摺菌、茯苓的粗提物的活性研究，并对跟踪和引诱作出区分；杜桐源等（1982）研究了黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* 对其粗提物和踪迹信息素类似物DDE—OH、PBO的活性反应。罗均泽等采用踪迹信息素的粗提物制作诱杀包进行黑翅土白蚁和黄翅大白蚁的防治实验，取得良好效果；其后，又对堤坝白蚁和林木白蚁采用信息素粗提物进行白蚁防治研究（罗均泽等，1988a；罗均泽等，1988b）。进入20世纪90年代，对白蚁信息素的研究和应用有了新的进展，主要体现在新的研究方法和技术的引入上。佘春仁等（1999）采用台湾乳白蚁踪迹信息素类似物对学校书库进行了防治处理，近2~3年未发现白蚁危害。何复梅等（1997）对家白蚁进行踪迹信息素类似物及其利用研究，采用F88菌感染的腐木提取液进行防治，具有很高的研究和推广价值。但是，对于白蚁信息素的化学研究很少，有关信息素的合成仅有两篇报道（仲崇茂等，1979；朱育新和刘玲玉，1980）。从上述可以看出，尽管我国的白蚁信息素研究已经取得一些进展，但对白蚁信息素的深入和全面研究还尚待努力。

4.2 白蚁信息素研究展望

我国南方各省市是白蚁严重危害的地区，尤其是在长江流域对堤坝等防洪建筑破坏更为严重（钟登庆和陈振耀，1997）。采用传统的化学方法进行

治理不仅污染大，蚁患可能复发，而且对某些具有经济价值的白蚁不能进行再利用，浪费了白蚁资源。采用信息素防治白蚁就可以克服以上不足，为白蚁的防治和再利用提供一个新的途径。尽管目前信息素的研究有了很大进展，但是我们要看到白蚁信息素的研究相对其它昆虫的信息素来说还处于较低水平。

今后的工作应该注重：首先是对信息素在白蚁体内的生物合成及代谢机理研究，这有助于全面了解信息素在白蚁体内产生过程中的调控酶和基因以及其控制机制，并在此基础上将白蚁信息素的研究推动到分子水平；虽然已鉴定的白蚁信息素活性很高，但是在常温下信息素一般不是很稳定，会发生异构体之间的转变，而结构对信息素活性影响很大，如Peppy等（2001）合成的信息素异构体——反式十二碳烯醇几乎不具活性，因此对高活性和稳定性的信息素类似物的研究是一个发展重点；加强对白蚁信息素的种间差异表达的机理以及信息素全组分的研究，从而寻找到广谱性的替代物，这对信息素的应用具有很高的经济价值；白蚁信息素的提取是研究的前提条件，目前的提取方法主要为体内提取方式，是采用有机溶剂从白蚁体内获得，由于前文已经谈到信息素在体内的存在方式与体外分泌的信息素可能有所不同，国外已有采用固相微萃取技术（SPME）进行体外提取信息素的报道（Peppy *et al*.，2001），因此需要尽快将新的技术成熟的微量分离提取技术应用到信息素的研究中来；生物提取方法无法满足信息素的白蚁防治应用的用量，需要寻找新的高效合成方法以及探寻合成工业化的途径；对于已经鉴定的信息素可以通过化学方法，进行信息素的分子改造，在不降低其活性的同时，满足实际应用的需要，例如Carvalho和Prestwich（1984）对一种地下白蚁 *R. flavipes* 的信息素类似物氟化物的合成，合成产物的活性变化不大，但 LC_{50} 值可达 0.93 $\mu g \cdot cm^{-1}$。这些方面对信息素的研究而言是相辅相成的，每一方面的发展都可能促进其它方向。

白蚁信息素在从实验室转向田间应用时，还有很多问题需要解决，主要表现在：

（1）信息素的使用剂型研究 白蚁信息素通常为油状易挥发的液体，前面已经谈到信息素的活性浓度为一阈值，因此需要找到一种可以达到信息素最佳活性的剂型方案；

（2）信息素的使用方法研究 白蚁是一种社会性昆虫，具有严格的等级和体系分工，它的觅食、分飞等活动有很强的规律，在采用采用信息素防治需要根据实际情况的不同设计方法；

（3）防治体系的研究 信息素在白蚁的防治体系中只能作为诱导物质，而消灭蚁害还需要借助其它手段，要求防治后的蚁群复发率小对环境污染小或者无污染。

总之，在我国环境问题日益严重的今天，采取信息素诱导并结合其它杀灭方法的白蚁综合防治具有广阔的研究和应用前景。

参 考 文 献 （References）

Affolter J, Leuthold R H, 2000. Quantitative and qualitative aspects of trail pheromone in *Macrotermes subhyalnus* (Isopetera, Termitidae). *Insectes Soc.*, 3: 256–262.

Birch A J, Brown W V, Corrie J E T, Moore B P, 1972. Neocembrene A, a termite trail pheromone. *J. Chem. Soc.*, 1: 2 653–2 658.

Bodereau C, Robert A, Ronnard O, Le Quere J L, 1991. (3Z, 6Z, 8E)–3, 6, 8-dodecatrien-1-ol sex pheromone in a higher fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotemmitinae). *J. Chem. Ecol.*, 17: 2 177–2 191.

Carvalho J F, Pestwich G D, 1984. Synthesis of ω-tritiated and ω-fluorinated analogues of the trail-pheromone of subterranean termites. *J. Org. Chem.*, 49: 1 251–1 258.

Chen J, Henderson G, Laine R A, 1998. Isolation and identification of 2-phenoxyethanol from a ballpoint pen ink as a trail-following substance of *Coptotemes formosanus* Shiraki and *Reticulitermes* sp. *J. Entomol. Sci.*, 33 (1): 97–105.

Cliément L, Liyod H, Nagnan P, Blum M S, 1989. n-Tetrdecyl propinte: indentification as a sex pheromone of the estern subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Sociobiol.*, 15: 15–24.

Du T Y, Luo Z J, Tang M L, Luo Y X, 1982. On trail-pheromone substance of black-winged subterranean termite. *Acta Entomol. Sin.*, 25 (2): 172–177. [杜桐源，罗钧泽，汤敏玲，罗育新，1982. 黑翅土白蚁的踪迹信息素. 昆虫学报，25 (2): 172–177]

Golovanov I B, Sdbolev V M, 1991. Structure and activity of termite pheromones. *Mol. Biol.* (Moscow), 25 (6): 1 594–1 601.

Grace J K, Wood D L, Kim M, 1995. Behavior and chemical investigation of trail pheromone from termite *Reticulitermes hesperus* Banks (Isoptera, Rhinotermitidae). *J. Appl. Entomol.*, 119 (7): 501–505.

Hall P, Traniello J F A, 1985. Behavioral bioassays of termite trail pheromones: recruitment and orientation effects of cembrene-A in *Nasuitermes costalis* (Isoptera: Rhinotermiidae) and discussion of factors affecting termite response in experimental contexts. *J. Chem. Ecol.*, 11 (11): 1 503–1 514.

Han M J, Yan F, 1980. Report of activity of termite trail-pheromone and its ananlogues. *Acta Entomol. Sin.*, 23 (3): 172–177. [韩美贞，严峰，1980. 白蚁踪迹信息素及其类似物的活性比较试验初报. 昆虫学报，23 (3): 172–177]

He F M, Dai Z R, Liang J Y, 1997. Studying on using analogue of trail

pheromone in *Coptotermes formsanus* Shiraki（Isopetra：Rhinotermitidae）. *Natural Enemies of Insects*，19（2）：70－74.［何复梅，戴自荣，梁锦英，1997. 家白蚁踪迹信息素类似物及其利用研究. 昆虫天敌，19（2）：70－74］

Honda R，Oshima K，Yamamoto I，1975. Chemical nature of trail-following substance from a Japanese termite，*Reticultitermes speratus* Kolbe. *J. Agric. Soc.*，20：121－128.

Howard R，Matsumur F，Coppel H C，1976. Trail-following pheromone of the Rhinotermitidae：approaches to their authentication and specificity. *J. Chem. Ecol.*，2：147－166.

Huang Y D，Hu Y Y，Huang Q S，2001. An Introduction to the Chinese Termites. Wuhan：Hubei Science and Technonlogy Press. 66－67.［黄远达，胡远扬，黄秋生，2001. 中国白蚁学概论. 武汉：湖北科技出版社. 66－67］

Hutzinger M W，Oehlschlager A C，1995. Stereoselective synthesis of 1，4-diene. Application to the preparation of insect pheromone（3Z，6Z）-dodeca-3，6-dien-1-ol and（4E，7Z）-trideca-4，7-dieny-lacetate. *J. Org. Chem.*，1995，60：4 595－4 601.

Kaib M，Ziesmnn J，1992. The labial gland in the termite *Schedorhinotermes lamaninus*（Isoptera：Rhinotermiidae）：morphology and function during communal food exploitation. *Insectes Soc.*，9（4）：373－384.

Kaib M，Bruinsma O，Leuthold R H，1982. Trail following in termite：evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.*，8（9）：1 193－1 924.

Karlson P，Lüscher M，Hummel，1968. Extraktion and biologische Auswertung des Spurpheromons der Termite *Zootermopsis nevadensis*. *J. Insect Physiol.*，14：1 763－1 771.

Laduguie N，Robert A，Bonnard O，Vieau F，Le Quere J L，Semon E，Bordereau C，1994. Isolation identificaion of（3Z，6Z，8E）-3，6，8-dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes sanonensis* Fytaud（Isoptera，Rhinotermitidae）：roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behavior. *J. Insect Physiol.*，40（9）：781－789.

Leuthold R H，Bruinsma O，van Huis A，1976. Optical and pheromonal orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* Hagen. *Behav. Ecol. Socio.*，1：127－139.

Luo J Z，He F M，Lu J，Zheng Z L，Deng X L，Du T Y，1988a. Application of termite trail pheromone（Ⅰ）：Behavioral reaction of *Odontotermes formosanus* Shiraki on pheromones and analogues. *Natural Enemies of Insects*，10（4）：205－213.［罗钧泽，何复梅，吕筠，郑壮良，邓秀莲，杜桐源，1988. 白蚁踪迹信息素类似物的利用（Ⅰ）：黑翅土白蚁对踪迹信息素及其类似物的行为反应. 昆虫天敌，10（4）：205－213］

Luo J Z，He F M，Lu J，Zheng Z L，Deng X L，Du T Y，1988b. Application of termite trail pheromone（Ⅱ）：trapping and killng termite in dam and wood. *Natural Enemies of Insects*，10（4）：214－221.［罗钧泽，何复梅，吕筠，郑壮良，邓秀莲，杜桐源，1988. 白蚁踪迹信息素类似物的利用（Ⅱ）：诱杀堤坝白蚁和林木白蚁. 昆虫天敌. 10（4）：214－221］

Matsumura F，Coppel H C，Tai A，1968. Isolation and identification of termite trail-following pheromone. *Nature*，219：963－964.

Mcdowell P G，Olloo G W，1984. Isolation，identification，and biological activity of trail-following pheromone of termite *Trinervitermes bettonianus*（Sjöstedt）（Termitidae：Nasutitermitinae）. *J. Chem. Ecol.*，10：835－851.

Moore B P，1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature*，211：746－747.

Moore B P，1974. Pheromone in Termite Societies. American New York：Elsevier Press. 250－266.

Olloo G W，1984. Some obersevation on the trail-laying behavior of *Macrotermes michaelsen*（Sjöest）（Termitidae）. *Insect Sci. Appl.*，5（4）：259－262.

Oloo G W，Leuthold R H，1979. Influence of food on trail-laying and recruitment behavior in *Trinervitermes bettonianus*（Termitidae：Nasutitermitinae）. *Entomol. Exp. Appl.*，26：267－278.

Oloo G W，Leuthold R H，1980. Behavioral and physiological changes in the reproducitices of *Trinervitermes bettoninus*（Sjöstedt）（Isoptera：Rhinotermiidae）in the process of colony foundation. *Sociobiol.*，5：69－78.

Peppy A，Robert A，Semon E，Ginies C，Lettere M，Bonnard O，Bodereau C，2001.（Z）-dodec-3-en-1-ol，a novel termite trail pheromone identified after solid phase microextraction from *Macrotermes annandalei*. *J. Insect Physiol.*，47：445－453.

Prestwich G D，Eng W，Wicern D，1984. Structure-activity relationship among aromatic analogue of trail-following pheromone of subterranean termite. *J. Chem. Ecol.*，10：1 201－1 217.

Quennedey A，1978. Les glandes exocrines des termites：ultrastructure comparée des glandes sternaleset fronta-les. These doctorat es-sciences. Université de dijon. 1－254.

Runcie C D，1987. Behavioral evidence for multicomponent trail pheromone in the termite，*Rticultitermes flavipes*（Kollar）（Isoptera：Rhinotermiidae）. *J. Chem. Ecol.*，13（9）：1 967－1 978.

She C R，Pan R Y，Xie X M，Wang X R，1999. Research on activity of extract of *Coptotermes formsanus* Shiraki（Isopetra：Rhinotermitidae）. *Entomol. Knowledge*，36（2）：91－94.［佘春仁，潘蓉英，谢学梅，王学仁，1999. 台湾乳白蚁踪迹信息素粗提物与活性研究. 昆虫知识，36（2）：91－94］

Stuart A M，1961. Mechanism of trail-laying in two species of termite. *Nature*，189：419－421.

Stuart A M，1963. Origin of the trail in termites *Nasutitermes corniger*（Motschulsky）and *Zootermopsis nevadensis*（Hagen）.（Isoptera）. *Physiol. Zool.*，36：69－84.

Tai A，Matsumura F，Coppel H C，1971. Synthetic analogues of the termite trail-following pheromone structure and biological activity. *J. Insect Physiol.*，17：181－188.

Tokoro M，1992. Presence of the trail-pheromone precursor candidates in termite，*Coptotermes formosanus* Shiraki（Isoptera：Rhinotermiidae）. *Wood Res.*，38（6）：593－599.

Tokoro M，Takahashi M，Ymaoka R，1992. Identification of trail pheromone precursors from subterranean termite，*Coptotermes formsanus* Shiraki（Isoptera：Rhinotermiidae）. *J. Chem. Ecol.*，18（3）：517－526.

Tokoro M，Takahashi M，Yamoka R，1994.（Z，Z，E）-dodecatrien-1-ol：a minor component of trail pheromone of termite，*Coptotermes formosanus* Shiraki. *J. Chem. Ecol.*，20（1）：199－215.

Tokoro M，Takahashi M，Tsundoa K，Yamaoka R，1989. Isolation and primary structure of trail laying pheromone of the termite，*Coptotermes for-*

mosanus Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Wood Res.*, 76: 29–38.

Tokoro M, Yamaoka R, Takhshi K, Takahashi K, Nishimoto K, 1990. Evidence for trail-pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Isoptera: Rhinotermiidae). *J. Chem. Ecol.*, 16 (8): 2 549–2 558.

Vasil'ev A A, Engma L, Serebryakov E P, Cristina J, 1998. Access to 2, 4-dien-6-ynoic acid ster using selenium chemistry. Formal Synthesis of Z, Z-dodeca-3, 6-dien-1-ol (trail pheromone mimic of the subterranian termite (*Reticlitermes virginlcus*) and Z, Z-dodec-3, 6-dien- 11-olide (aggregation pheromone of the grain beetles *Oryzaephilus mercartor* and *O. surinmensis*). *J. Chem. Res.*, 706–707.

Wilson E O, 1974. Sociobiology. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press. 231–235.

Wobst B, Farine J P, Ginies C, Semon E, Robert A, Connetable S, Bordereau C, 1999. (Z, Z, E) -3, 6, 8-ddecadientrien-ol, a major component of trail-following pheromone in two sympatric termite species *R. lucifugus grassei* and *R. santonensis*. *J. Chem. Ecol.*, 25 (6): 1 305–1 318.

Yamaoka R, Tokoro M, Hayashiya K, 1987. Determination of geometric configuration in minute amount of highly unsaturated termite trail pheromone by capillary gas chromatography in combination with mass spectrometry and Fourier transform infrared spectroscopy. *J. chroma.*, 399: 259–267.

Zhong C M, Wang B C, Li D H, 1979. Synthesis and biological activity of termite trail pheromone. *Sci. Silvae Sin.*, 1: 15–20. [仲崇茂, 王本成, 李德辉, 1979. 白蚁追踪信息素化合物的合成及生物测定试验简报. 林业科学, 1: 15–20]

Zhong D Q, Cheng Z Y, 1997. A study on *Odontotermes formosanus* Shiraki injuring the solid water conservancy projects. *Acta Sci. Natur. Univ. Sunyatseni*, 36: 138–142. [钟登庆, 陈振耀, 1997. 黑翅土白蚁危害水利土建工程的研究. 中山大学学报(自然科学版), 36: 138–142]

Zhu Y X, Liu L Y, 1980. Synthesis of (Z3, Z6) -dodecadien-1-ol. *Acta Chem. Sin.*, 18: 18–19. [朱育新, 刘玲玉, 1980. (Z, Z) -正-十二碳二烯-3, 6-醇-1的合成. 化学通报, 18: 18–19]